

SV-B-1 poly 02
Partie B : Interactions entre les organismes et leur milieu de vie
Chapitre 1 : La respiration : une fonction en interaction avec le milieu

D'une manière générale, le métabolisme énergétique des animaux correspond à une oxydation complète de la matière organique, en présence de dioxygène. Ce métabolisme nécessite ainsi une consommation de O₂ et un relargage de CO₂. On observe donc que les animaux réalisent des échanges gazeux avec leur milieu : c'est la respiration, qui permet le prélèvement de O₂ et la libération de CO₂ dans le milieu.

Ces échanges sont permis par des surfaces d'échange, souvent spécialisées, dont les caractéristiques dépendent à la fois du plan d'organisation de l'animal et du milieu de vie de ce dernier. Les besoins en échanges gazeux dépendant de l'intensité du métabolisme, ces échanges sont contrôlés par l'organisme.

I. Les surfaces d'échanges respiratoires

A. Grandes caractéristiques des surfaces d'échanges

1. Des surfaces d'échanges spécialisées ou non

Les organismes **unicellulaires**, comme les paramécies, réalisent les échanges gazeux respiratoires à travers la membrane plasmique. Chez les vers de terre, qui sont des métazoaires bilatériens, les cellules épidermiques et celles de l'épithélium digestif échangent les gaz respiratoires directement avec l'atmosphère du sol qui les borde.

L'**épiderme ou tégument** fonctionne alors comme un **échangeur respiratoire**, non spécialisé, entre lymph interstitielle et environnement. On parle de **respiration tégumentaire**.

On peut aussi la rencontrer chez des animaux possédant un système respiratoire différencié, comme la grenouille, où elle est associée à une respiration pulmonaire.

Elle ne permet d'assurer la totalité des besoins respiratoires que si la taille de l'animal est assez faible, le rapport surface tégumentaire/volume de l'animal élevé, ou l'activité réduite. Elle requiert une perméabilité tégumentaire élevée et met en jeu des surfaces peu protégées, présentes chez les animaux vivant dans l'eau ou en milieu humide.

Chez la plupart des bilatériens (voir exemples des TP) il existe des **échangeurs respiratoires spécialisés** (branchies, poumons ou trachées) et un appareil circulatoire qui assure la mise en mouvement du milieu intérieur.

Ces échangeurs permettent de réaliser des échanges plus importants que la respiration tégumentaire, nécessaires pour subvenir aux besoins de l'animal.

2. Des contraintes liées au milieu de vie

L'air (milieu terrestre) et l'eau (milieu aquatique) sont des milieux différents, tant au niveau des concentrations en gaz que pour leurs caractéristiques physiques.

Ainsi, l'air est un milieu desséchant, riche en O₂, peu porteur et facile à mettre en mouvement.

	Eau Milieu aqueux	Air Milieu desséchant	Rapport eau-air
Concentration en O ₂ (mL/L)	6,5 mL/L (eau douce 20°C) 5,2 mL/L (eau salée 20°C)	209	1/32 1/40
Densité	1	0,0013	5 400
Viscosité (mPa/s)	1	0,02	50
Solubilité O ₂	Faible		
Solubilité CO ₂	Forte		

Ces caractéristiques ont des conséquences sur les échangeurs respiratoires :

- **L'air est un milieu desséchant** : Les surfaces d'échanges doivent être protégées de la déshydratation. Cela peut être réalisé par une **internalisation** (= espace confiné) et une **hydratation** par un mucus.
- **L'air est un milieu peu porteur** : Les surfaces d'échanges doivent être soutenues, du faible de la très faible poussée d'Archimède. Cela se traduit en général par une **internalisation** de ces surfaces, alors qu'en milieu aquatique elles peuvent être externes et soutenues par la pression d'Archimède.
- **L'eau est un milieu dense et visqueux** : L'eau est plus difficile à mettre en mouvement que l'air. Le processus de ventilation externe est donc plus coûteux d'un point de vue énergétique en milieu aquatique : il se réalise en général dans un seul sens (= **unidirectionnel**).
- **L'eau est un milieu pauvre en O₂** : Une optimisation des modalités d'échange est particulièrement importante dans le cas de besoins importants en O₂.

3. Processus élémentaires des échanges gazeux

O₂ et CO₂ sont des petites molécules lipophiles : Elles traversent les membranes biologiques par diffusion simple. Les échanges sont donc régis par la loi de Fick :

$$J_{1 \rightarrow 2} = \frac{\Delta N}{\Delta t} = -D \frac{\Delta C_{2-1}}{e} S$$

$J_{1 \rightarrow 2}$: flux du compartiment 1 vers le compartiment 2

ΔC_{2-1} : $C_2 - C_1$ (mol/m³)

D : constante de diffusion, dépendant du milieu (m²/s)

e : épaisseur de la membrane (m)

S : surface de la membrane (m²)

Les échangeurs respiratoires tendent ainsi à présenter :

- Une **grande surface** d'échange, grâce à de nombreux replis. La surface totale des alvéoles pulmonaire de l'Homme est ainsi d'environ 100 m², pour 700 à 800 millions d'alvéoles pulmonaires. Chez les Téléostéens, on observe une surface au niveau des lamelles branchiales de 1 à 10 cm²/g d'animal.
- Une **faible épaisseur** de la barrière d'échange, de l'ordre de quelques micromètres pour l'épithélium branchial des Téléostéens, et de quelques dixièmes de micromètres pour l'épithélium pulmonaire des Mammifères.
- Un maintien de la différence de pression partielle en gaz de part et d'autre de la surface d'échange, grâce à une convection externe et une convection interne.

B. En milieu aquatique, des surface évaginées

En milieu aquatique, les branchies sont les organes spécialisés dans la réalisation des échanges gazeux. Il s'agit de surfaces évaginées, souvent protégées (*on parle alors parfois de branchies internes... terme à utiliser avec précaution...*), portées par la poussée d'Archimède. L'eau est mise en mouvement de manière continue et unidirectionnelle.

Ces branchies sont fortement vascularisés

1. Les branchies de la Moule, un Mollusque bivalve

Chez la Moule, les **feuillet branchiaux** baignent dans la cavité palléale limitée par le manteau.

Ils sont constitués par l'accolement de longs filaments maintenus les uns contre les autres par des brosses ciliaires. Ces feuillets, 2 de chaque côté, se replient en un feuillet direct et un feuillet réfléchi.

Le feuillet direct et le feuillet réfléchi sont reliés l'un à l'autre par des septums transverses.

La **mise en mouvement** du fluide externe (l'eau) est réalisée par les cils des extrémités des feuillets branchiaux (rappel : cils aussi à rôle nutritif). Une moule filtre ainsi 40 à 50 L d'eau de mer par jour.

Ces branchies présentent une **grande surface** (4 x nombre de lames branchiales x surface d'une lame branchiale), et une **faible épaisseur** (quelques µm).

2. Les branchies des poissons Téléostéens

Tous les téléostéens ont une respiration branchiale.

Les branchies sont portées par les arcs branchiaux : Les 4 arcs branchiaux sont séparés par 5 fentes branchiales qui mettent en relation la cavité buccale et la cavité branchiale.

Les branchies sont protégées par les opercules qui restent ouverts sur l'extérieur au niveau des ouïes.

Le long de chaque arc s'étendent 2 rangées de lames branchiales.

Chaque lame branchiale possède de nombreuses lamelles branchiales perpendiculaire à la lame.

C'est au niveau des lamelles que s'effectue les échanges gazeux respiratoires.

Les lames sont irriguées par une artère branchiale afférente transportant du sang riche en CO₂ et pauvre en O₂, ce sang est dirigé vers les lamelles branchiales au niveau desquelles il circule dans un réseau lacunaire ; après oxygénation, il est drainé par une artère branchiale efférente.

La surface d'échange est ainsi **très fine**, de 3 à 8 µm en général.

La **surface d'échange**, importante, varie chez les téléostéens en corrélation avec leur masse et leur activité : de 100 mm²/g chez le poisson rouge à 1 000 à 2 000 mm²/g chez le thon.

Cette différence est due à la taille des branchies et au nombre de lamelles par mm, ainsi qu'à la surface des lamelles.

L'eau entre par la bouche, passe par la cavité branchiale par les fentes branchiales et ressort par les ouïes : la ventilation est unidirectionnelle. Cette **mise en mouvement** du fluide externe est réalisée selon deux modalités différentes selon les animaux :

- Elle peut être réalisée grâce aux **mouvements du plancher de la cavité buccale et de la cavité operculaire** : ces mouvements permettent de créer des différences de pression, générant un mouvement de l'eau unidirectionnel grâce à l'ouverture et à la fermeture coordonnées de la bouche et de l'opercule. *Avec un flux d'eau continu, les particules en suspension dans l'eau tendent à obstruer les branchies. Pour éviter cela, l'animal procède de temps à autre à une inversion du flux (équivalente d'une « toux »).*
- Chez les poissons pélagiques, qui se déplacent vite et de manière perpétuelle, c'est le **déplacement de l'animal** qui peut générer le flux d'eau : les poissons nagent la bouche ouverte, et l'opercule est fixe. Un tel animal meurt s'il est immobilisé...

C. En milieu terrestre, des surfaces invaginées

En milieu terrestre, il existe plusieurs types d'organes permettant la réalisation des échanges gazeux, en fonction de la classification des organismes.

Les Mammifères présentent, ainsi, des poumons parenchymateux, alors que les Insectes disposent d'un système trachéen.

On peut noter que tous les Vertébrés aériens ont des poumons, dont la structure et le fonctionnement peuvent toutefois varier de manière parfois importante (le poumon des Oiseaux, par exemple, est très différent de celui des Mammifères ; l'air y circule de manière unidirectionnelle, ce qui permet une meilleure extraction du O₂). Les Arthropodes (autres que les Insectes) et les Mollusques aériens présentent des structures invaginées, qualifiées de « poumons », bien que n'ayant aucun lien évolutif avec les poumons des Vertébrés.

1. Les poumons des Mammifères, exemple de l'Homme

Les Mammifères ont une respiration pulmonaire, y compris ceux qui sont aquatiques.

a. Structure et caractéristiques des poumons

Les poumons sont localisés dans la cage thoracique, l'air leur est conduit par des troncs aériens issus de la trachée. Les voies aériennes se divisent par dichotomie en nombreux tubes, ou bronches, de diamètre de plus en plus faible. Les fonctions de ces voies sont de réchauffer, d'humidifier et de filtrer l'air afin d'en éliminer les particules solides par un système de poils et de mucus.

La surface d'échange est importante et subdivisée en de nombreux petits sacs appelés alvéoles.

Ces alvéoles de 0,2 mm sont regroupées en sacs alvéolaires de 0,4 mm où l'air arrive par les bronchioles terminales, situées à l'extrémité de l'arbre respiratoire.

Les alvéoles sont emballées dans un tissu parenchymateux richement vascularisé : On parle de poumon parenchymateux.

Le poumon parenchymateux des Mammifères n'excède pas 6% du volume corporel, mais il offre une **très grande surface** de contact de l'ordre de 800 cm² par cm³ ; chez l'Homme, les deux poumons contiennent 700 à 800 millions d'alvéoles pour une surface totale de près de 100 m².

L'air alvéolaire et le sang sont séparés par une **très faible épaisseur** de l'ordre de 0,5 µm formée par le surfactant, les pneumocytes I, une lame basale et l'endothélium vasculaire.

Le **surfactant** est une substance tensio-active qui tapisse les poumons des vertébrés sur une épaisseur de 50 à 100 nm et qui empêche le collapsus pulmonaire en réduisant les forces de tension superficielle.

b. La ventilation pulmonaire

La **convection** du fluide externe (air) est réalisée grâce à la contraction des muscles intercostaux et du diaphragme. Au repos, la fréquence respiratoire est d'environ 12 cycles (inspiration-expiration) par minute, chez l'Homme.

L'inspiration est active : elle résulte de la contraction de ces muscles. La contraction du diaphragme permet son abaissement, alors que celle des muscles intercostaux externes permet le soulèvement des côtes. Ces deux mouvements permettent d'augmenter le volume de la cavité thoracique. Cette hausse de volume est transmise aux poumons par l'intermédiaire des plèvres (qui rendent les poumons solidaires de la cage thoracique).

L'expiration est passive : elle résulte du relâchement des muscles.

Une expiration forcée est un processus actif, réalisé grâce à la contraction des abdominaux.

Le renouvellement de l'air contenu dans les poumons n'est que partiel à chaque cycle, ce qui explique que la P_{O₂} dans l'air alvéolaire (13,9 kPa) est inférieure à la P_{O₂} dans l'air (21,3 kPa). Le mouvement de l'air est bidirectionnel (ce qui est permis par la faible viscosité de l'air).

2. Le système trachéen des Insectes

Chez les Insectes, l'air est conduit directement sous forme gazeuse jusqu'aux tissus par un ensemble de tubes ramifiés, les **trachées**.

Ce sont des formations d'origine épidermique, constituées à partir d'invaginations tégumentaires, qui restent en communication avec le milieu extérieur par de petits orifices, les **stigmates**.

Le système trachéen ne nécessite ni surface d'échange spécialisée, ni milieu liquide de transport des gaz.

Les gaz circulent dans les trachées par simple **diffusion** (cette vitesse de diffusion des gaz étant grande dans l'air). Des épaississements annelés ou spiralés (ténidies) maintiennent ouverte la lumière des trachées.

Au fur et à mesure de leurs digitations, les trachées diminuent de diamètre, leur nombre augmente. La surface des trachées de plus petit diamètre, perméables à l'air, est 600 fois plus élevée que celle des gros troncs.

L'O₂ sous forme gazeuse est ainsi directement apporté aux cellules.

Les **surfaces d'échanges** se situent aux extrémités borgnes du réseau trachéen :

Au niveau des cellules, les trachées forment des digitations enveloppées par le cytoplasme trachéolaire : ce sont les **trachéoles**, fins canalicules de très faible diamètre (de 0,2 à 0,1 μm) appliqués contre les tissus environnants. La **distance** entre l'air et les cellules n'excède pas 30 μm (1 à 3 cellules maximum).

Certaines trachéoles pénètrent même dans les cellules (myocytes, adipocytes) et l'air trachéolaire se retrouve alors **à moins de 0,5 μm** des mitochondries.

La **ventilation** peut être **passive**, permise par les mouvements de l'animal. Dans certains cas (insectes volants en particulier), une **expiration active** peut être assurée par la contraction de muscles (l'inspiration est alors passive).

La circulation de l'air peut dépendre de l'ouverture et de la fermeture des **stigmates**. Le renouvellement de l'air est alors de l'ordre de 50% à chaque cycle ventilatoire.

D. Convections et échanges gazeux

La convection du milieu extérieur, ainsi que celle du milieu intérieur circulant (sang ou hémolymphe ; lorsque présent) permet de maintenir le gradient de concentration, et donc des échanges importants.

1. Influence du milieu

En milieu **aquatique**, dense et couteux à mettre en mouvement, le fluide externe (eau) est toujours mis en mouvement de manière **unidirectionnelle**.

En milieu **aérien**, peu dense et très fluide, le fluide externe (air) est en général mis en mouvement de manière **bidirectionnel**. On peut remarquer que certains animaux réalisent un flux **unidirectionnel**, plus efficace pour les échanges gazeux : c'est le cas dans une certaine mesure pour certains Insectes volant, ainsi que pour les Oiseaux (qui possèdent un poumon avec une structure très différente de celui des autres Tétrapodes).

2. Sens de circulation et échanges

Chez les **Téléostéens**, le sang circule dans les lamelles branchiales à contre-courant du flux d'eau : Cette **circulation à contre-courant** permet de maintenir un gradient de concentrations tout au long de l'échangeur. On obtient ainsi une extraction du dioxygène **très efficace**.

Cette efficacité peut être mise en relation avec la pauvreté du milieu aquatique en O₂, ce qui favorise l'optimisation des échanges gazeux afin de pouvoir subvenir aux besoins de l'organisme.

La circulation de l'air et du sang au niveau des **alvéoles pulmonaires** s'apparente à un système **co-courant**, qui réalise une extraction moins importante du dioxygène atmosphérique.

II. Le transport des gaz respiratoires par le sang

Chez les Vertébrés, le dioxygène et le CO₂ sont transportés par le sang, mis en mouvement par le cœur. Cette **convection interne** permet l'approvisionnement des organes, ce que la simple diffusion ne pourrait pas réaliser.

Chez les **Mammifères**, on observe une **double circulation** :

- Circulation pulmonaire : du cœur droit au cœur gauche ; permet la recharge en O₂ du sang, et la libération du CO₂ au niveau des poumons.
- Circulation générale : du cœur gauche au cœur droit ; permet l'alimentation des organes en O₂, et le prélèvement du CO₂ au niveau de ces mêmes organes.

A. L'hémoglobine, transporteur du dioxygène dans le sang

1. L'hémoglobine est une protéine sanguine

Le sang est constitué d'un certain nombre de cellules en suspension (environ 45 % du volume du sang) dans un milieu liquide, le plasma. Les cellules sanguines comportent en particulier les hématies (ou érythrocytes, globules rouges).

Les **hématies** sont des cellules anucléées et ayant perdu leurs organites. Leur cytoplasme est chargé d'hémoglobine.

Elles présentent une forme biconcave (qui augmente leur surface de 20 à 30% par rapport au volume), un diamètre moyen de 7,2 µm et une durée de vie moyenne de 120 jours.

Un érythrocyte contient **250 millions de molécules d'hémoglobine**.

La **cellularisation** de l'hémoglobine (Hb) présente plusieurs intérêts :

- Présence d'un grand nombre de sites de fixation pour O₂ (et CO₂) sans augmentation importante de la pression osmotique du plasma.
- A quantité égale, la viscosité du sang est moindre avec Hb intracellulaire qu'avec Hb plasmatique.
- Meilleure protection de l'Hb contre l'oxydation en méthémoglobine grâce à différentes enzymes présentes dans les hématies. (NB la méthémoglobine avec Fe³⁺ fixe O₂ avec une affinité beaucoup plus forte → impossible de libérer le O₂)
- Présence simultanée de l'anhydrase carbonique et de l'échangeur d'anions, l'hématie amplifie l'effet Bohr (voir après)
- Accélération de la formation de HCO₃⁻ par déplacement de l'équilibre grâce au transport des HCO₃⁻ produits hors de la cellule.

2. Hémoglobine et fixation du O₂

L'hémoglobine est une protéine tétramérique, responsable de 99% du transport de O₂ et de 2% du transport de CO₂ dans le sang. La forme majoritaire chez l'Homme est HbA, constituée de 2 globines α et 2 globines β. Chaque globine peut fixer une molécule de O₂, grâce à son hème ferreux :



La fixation du O₂ sur une première sous-unité induit une transition allostérique (effet homotrope), amélioration l'affinité de l'hémoglobine, et donc la fixation du O₂ sur les autres sous-unités.

B. Diverses formes de transport du CO₂

Le CO₂ sanguin se trouve sous trois états :

- [10%] Une très faible proportion est transportée à l'**état dissous** dans le plasma.
- [60-70%] La forme principale de transport du CO₂ dans le sang est constituée par les ions hydrogénocarbonates (HCO₃⁻) qui se forment, grâce à l'**anhydrase carbonique** présente dans les **hématies** :



Cette succession d'équilibres est déplacée dans le sens direct au niveau des tissus (prise en charge du CO₂ tissulaire) et dans le sens indirect au niveau des poumons (libération du CO₂).

Les ions HCO₃⁻ formés dans les globules rouges sont **exportés** vers le plasma où ils sont transportés. Un **échangeur anionique** de la membrane des hématies réalise un antiport avec des ions Cl⁻. *Il s'ensuit un flux d'eau (du plasma vers l'hématie au niveau des tissus, en sens inverse au niveau pulmonaire) : le volume des hématies varie alors légèrement.*

- [15-20%] Le CO₂ peut se **combinaisonner à l'hémoglobine** sous forme de **carbaminohémoglobine** (ou carbhémoglobine), notée HbCO₂⁻.

Le CO₂ réagit avec un groupement amine primaire en position N-terminale d'une globine β pour former une fonction amide, avec libération d'un H⁺. Une molécule d'hémoglobine peut donc fixer deux molécules de CO₂ (puisque 2 globines β par hémoglobine).

Cette fixation n'est pas spécifique : Le CO₂ peut se lier à d'autres protéines du sang, mais seule la carbhémoglobine est quantitativement importante.

Cette fixation est réversible, et peut se réaliser aussi bien avec l'oxyhémoglobine et la désoxyhémoglobine.

La carbaminohémoglobine a une conformation tendue, à faible affinité pour le O₂.

Ainsi, la carbamination de l'oxyhémoglobine HbO₈, favorise la libération d'O₂.

De même, la désoxyhémoglobine fixe plus de CO₂ : le sang désoxygéné fixe ainsi plus facilement le CO₂. Cet effet de l'oxygénation de l'hémoglobine sur la fixation du CO₂ est l'**effet Haldane**.

C. La modulation des échanges gazeux

1. Modulation de la convection

L'organisme a des besoins accrus en O₂ lors d'un effort physique. La principale réponse de l'organisme afin de répondre à ces besoins consiste en une augmentation des convections :

- La **ventilation pulmonaire** est augmentée par une hausse de la fréquence respiratoire et du volume respiratoire. Le contrôle de cette ventilation est réalisé au niveau du système nerveux central, à partir en particulier de la mesure des variations de la teneur en **CO₂** et en **O₂** dans le sang, et du **pH** du liquide céphalorachidien.
- Chez les Mammifères terrestre, c'est surtout le pH et la teneur en CO₂ qui sont déterminants, alors que chez les Vertébrés aquatiques, c'est surtout la teneur en O₂ qui détermine la ventilation branchiale.
- Le **débit sanguin** est augmenté par une hausse de la fréquence cardiaque et du volume d'éjection systolique (volume de sang éjecté lors d'une contraction cardiaque).

2. Effet de la température sur l'hémoglobine

Une hausse de température favorise la forme T de l'hémoglobine et donc le relargage du O₂. Ceci permet de favoriser une libération de O₂ au niveau des tissus actifs, libérant de la chaleur.

3. Effet du pH et du CO₂ sur l'hémoglobine

Le pH sanguin et la teneur en CO₂ sont liés, car la solubilisation du CO₂ dans le sang sous forme d'ions HCO₃⁻ libère des ions H⁺ et donc abaisse le pH.

Un pH bas, ou une forte teneur en CO₂, a pour effet de diminuer l'affinité de l'hémoglobine pour le O₂. Au contraire, un pH élevé, ou une faible teneur en CO₂, a pour effet d'augmenter l'affinité de l'hémoglobine pour le O₂.

Cet effet du pH sur l'hémoglobine est nommé **effet Bohr** : Il permet de faciliter la libération du O₂ au niveau des tissus actifs, qui libèrent du CO₂ et induisent une légère baisse du pH sanguin.

4. Effet du 2,3-BPG sur l'hémoglobine

Le 2,3-BPG (2,3-BisPhosphoGlycérate) est une petite molécule présente en grandes quantités dans le cytoplasme des hématies. Issu du 1,3-BPG (intermédiaire de la glycolyse), il est capable de se lier à l'hémoglobine, en établissant des liaisons faibles avec les globines β.

La fixation du 2,3-BPG stabilise la forme Tendue de l'hémoglobine : c'est un **effecteur allostérique négatif**.
On peut noter que la présence de 2,3-BPG est nécessaire à l'obtention d'une cinétique sigmoïde au niveau de l'hémoglobine.

La teneur en 2,3-BPG des hématies est **régulable** par ces cellules, ce qui permet une modulation des capacités de relargage du O₂ par l'hémoglobine.

La concentration en 2,3-BPG est ainsi augmentée en situation **d'hypoxie**, ce qui permet de relâcher plus de O₂ au niveau des tissus, tout en gardant une bonne fixation de O₂ au niveau pulmonaire. Ce phénomène est en particulier observé lors d'un séjour prolongé en **altitude**.